

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ АПИОЗОМ ПО Телу РЫБ
В СВЕТЕ ПАРАЗИТОХОЗЯИННЫХ ОТНОШЕНИЙ

Н. Н. Банина

Государственный научно-исследовательский институт озерного
и речного рыбного хозяйства

В работе рассматривается распределение апиозом по телу рыб в зависимости от условий обитания их на разных участках тела хозяина. Выявляются закономерности количественного и морфологического характера в этом распределении, связанные с экологическими особенностями условий обитания.

Инфузории рода *Apiosoma* обитают на рыбах, прикрепляясь к ним при помощи подошвы. Обычно они поселяются на поверхности тела, плавниках и жабрах рыб; при этом, как показали наблюдения, большинство видов апиозом проявляет определенную избирательность к месту обитания.

Для уточнения над распределением по телу хозяев шести видов апиозом: *Apiosoma piscicola* Blanchard, *A. amoebae* Grenfell, *A. campanulata* Timofeew, *A. conica* Timofeew, *A. minimicronucleata* Banina, *A. carpelli* Banina. Из них первые три вида наиболее массовые и широко распространенные. При исследовании учитывался вид и возраст рыбы, а также, в отдельных случаях, изучалась сезонная динамика распределения апиозом.

По данным Юнчиса (1972а, 1972б), Кулеминой (1969), Любарской (1968), апиозомы являются в первую очередь паразитами молоди; поэтому в нашем исследовании основное внимание было обращено на рыб ранних возрастов. Исследовалась молодь карпа (*Cyprinus carpio*) из двух прудовых хозяйств (Ленинградской и Новгородской областей) и молодь трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*) из рукавов Невской дельты, а также годовики окуня (*Perca fluviatilis*) из оз. Врево Ленинградской области. На взрослых рыбах апиозомы изучались у двух колюшек — трехиглой и девятииглой (*Pungitius pungitius*) и у щиповки (*Cobitis taenia*), так как у этих рыб апиозомы сохраняются в составе паразитофауны пожизненно.

Подсчет апиозом производился на нативных мазках с поверхности тела, с плавников и с жабр. Подсчитывалось количество апиозом каждого вида в 10 полях зрения микроскопа при малом увеличении и высчитывалось среднее арифметическое. Для контроля параллельно делались мазки по Шаудину и окрашивались железным гематоксилином.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ АПИОЗОМ ПО Телу РЫБ

Исследованные виды апиозом в большинстве своем предпочитают плавники всем остальным участкам тела хозяина (рис. 1 и 2). Здесь наблюдается наиболее высокая плотность инвазии и наибольшая экстенсивность заражения.

Поверхность туловища тоже бывает сильно поражена апиозомами. Экстенсивность заражения здесь часто близка к экстенсивности заражения плавников, но интенсивность, как правило, значительно ниже. Исключение составляет *A. amoebae*, вид, в основном, обитающий на колюшках, хотя

часто встречающийся и на других хозяевах. Апиозомы эти широко распространены и приспособлены к разнообразным условиям обитания. На теле колюшек они встречаются даже чаще, чем на плавниках. То же можно сказать об *A. atoebae* на молоди окуня.

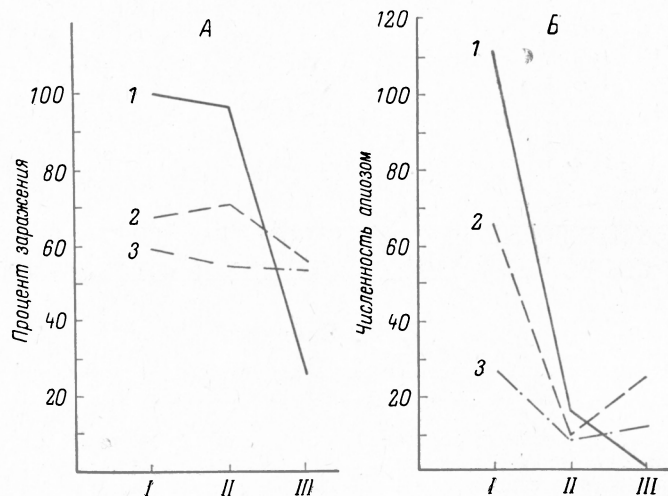


Рис. 1. Распределение апиозом по телу взрослых рыб.

А — экстенсивность; Б — интенсивность: 1 — *A. carpelli* на щиповке; 2 — *A. atoebae* на колюшке; 3 — *A. conica* на колюшке. I — плавники; II — кожа; III — жабры.

По отношению к жабрам разные виды апиозом ведут себя различно. Одни способны заселять жабры в такой же степени, а иногда и сильнее, чем кожу (*A. atoebae*, *A. conica*, *A. minimicronucleata*, *A. campanulata*).

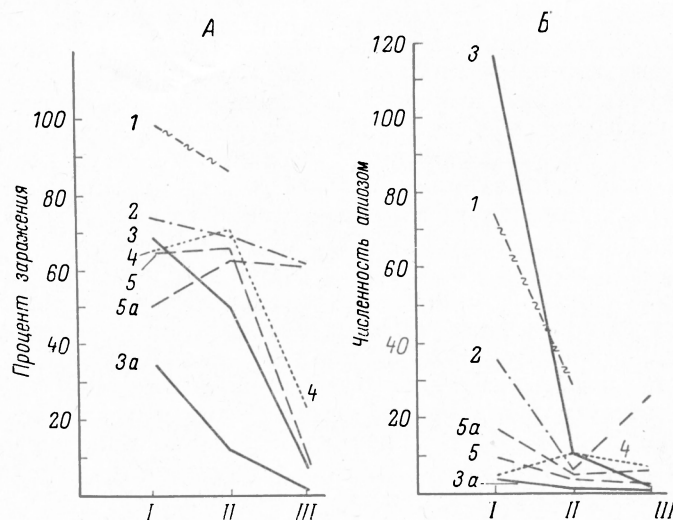


Рис. 2. Распределение апиозом по телу молоди рыб.

А — экстенсивность; Б — интенсивность. 1 — *A. carpelli* на карпе; 2 — *A. campanulata* на окуне; 3 — *A. piscicola* на карпе (рыбопитомник «Яжелбицы»); 3a — то же в рыбопитомнике «Ропша»; 4 — *A. minimicronucleata* на окуне; 5a — *A. atoebae* на колюшке; 5a — она же на колюшке. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Другие или заселяют жабры в минимальных количествах, или вообще не переходят на них (*A. piscicola*, *A. carpelli*). Это положение подтверждается также изучением динамики распределения апиозом на хозяевах в течение более или менее длительного срока. На рис. 3 приведена динамика распределения *A. atoebae* по телу взрослой трехиглой колюшки в течение года.

Как видно, данные по динамике распределения подтверждают характер кривых, приведенных на рис. 1 и 2. Так *A. atoevae* на трехиглой колюшке сохраняют характер своего распределения независимо от сезонных условий года. Во многих случаях поражение жабр у трехиглой колюшки *A. atoevae* бывает даже более интенсивным, чем других участков тела.

Хотя специальных статистических подсчетов по данным распределения *A. carPELLi* не производилось, многолетние наблюдения над паразитофауной

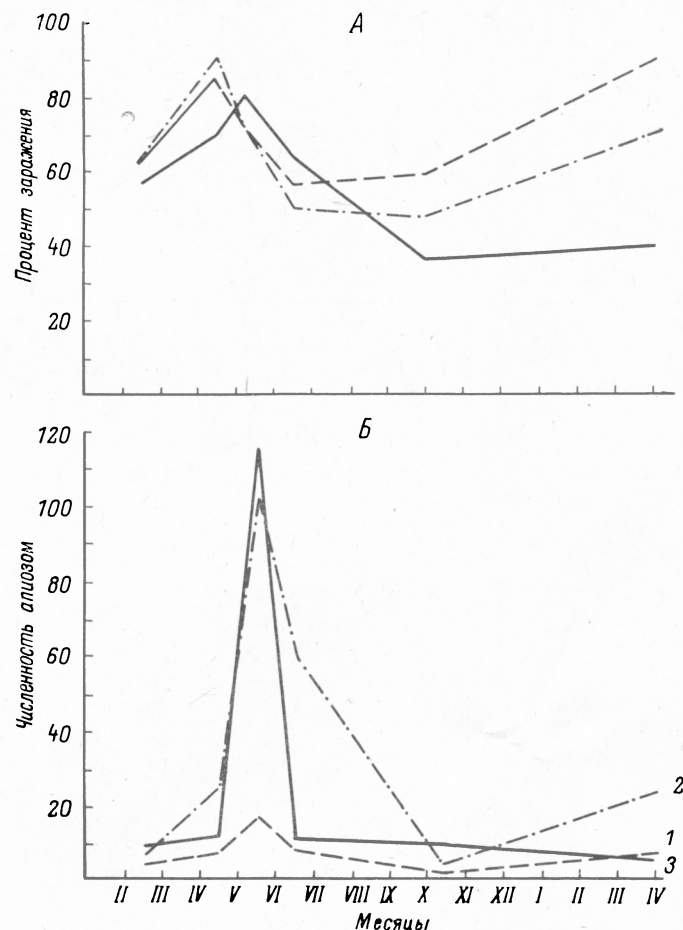


Рис. 3. Динамика распределения *A. atoevae* по телу взрослых колюшек в течение года.

А — экстенсивность; Б — интенсивность. 1 — кожа; 2 — плавники; 3 — жабры.

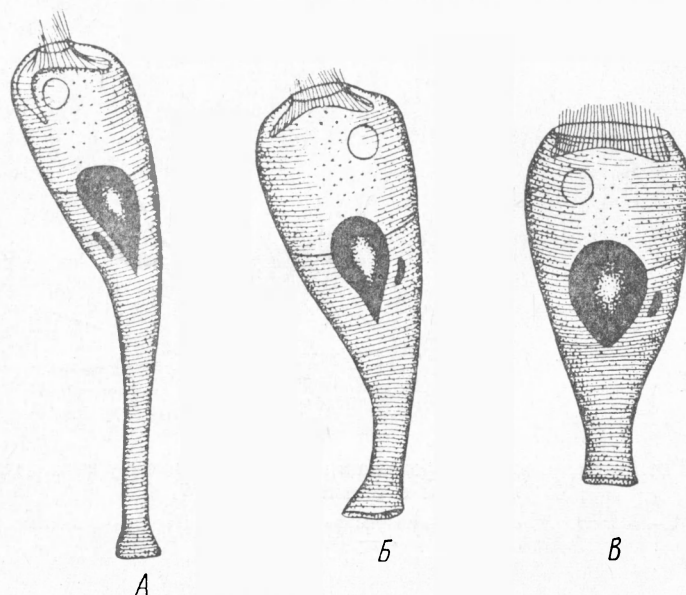
молоди карпа убедили нас, что на этом хозяине *A. carPELLi* никогда не поражает жабры. Что касается ее распределения по телу щиповки (вероятно являющейся для нее основным хозяином), то, как видно из рис. 1, *A. carPELLi* поражает жабры этой рыбки весьма редко и в крайне незначительном количестве.

Динамика распределения *A. piscicola* на молоди карпа в течение лета в рыбопитомнике «Яжелбицы» (табл. 1) показывает, что и здесь закономерность распределения остается типичной для вида — более сильное заражение плавников и кожи, минимальное — жабр и то при условии, когда плавники и кожа инвазированы в сильной степени. Однако причиной перехода *A. piscicola* на жабры в отдельных случаях может быть не только высокая степень зараженности других частей тела, но и какие-то внешние факторы, как это имело место в конце июня, когда в обоих исследуемых прудах у молоди карпа оказались пораженными жабры и плавники, в то время как на кожи апиозомы отсутствовали. Причины таких

Таблица 1

Даты вылова	Пруд выростной № 2						Пруд выростной № 3					
	плавники		кожа		жабры		плавники		кожа		жабры	
	% зара- жения	интенсив- ность	% зара- жения	интенсив- ность	% зара- жения	интенсив- ность	% зара- жения	интенсив- ность	% зара- жения	интенсив- ность	% зара- жения	интенсив- ность
28 VI	93.4	29.4	66.4	4.6	6.6	0.06	56.0	19.0	42.0	2.2	—	—
8 VII	85.2	47.0	85.8	2.9	—	—	13.0	3.0	—	—	—	—
18 VII	85.8	88.2	13.2	0.4	—	—	20.0	1.6	—	—	—	—
28 VII	79.2	32.1	—	—	14.3	3.2	14.2	0.15	—	—	7.1	0.07
8 VIII	79.2	95.4	43.5	0.8	—	—	39.6	0.86	—	—	—	—
19 VIII	72.6	12.1	46.2	0.53	6.6	0.06	19.5	0.53	—	—	—	—
28 VIII	100.0	470.2	93.4	12.4	33.3	9.8	71.0	5.8	35.5	0.56	—	—
8 IX	100.0	268.0	100.0	60.4	20.0	1.0	33.3	1.2	6.6	0.26	—	—
Средние показатели	68.5	115.8	50.7	9.1	9.1	1.6	35.3	4.2	12.0	0.4	1.0	0.01

отклонений требуют экспериментальной проверки, но в целом этот факт не нарушает общей закономерности. Неравномерность распределения *A. pi-*

Рис. 4. *A. piscicola* с разных участков тела карпа.

А — грудные плавники; Б — туловище; В — жабры.

scicola по телу молоди карпа сопровождалась некоторыми морфологическими различиями между инфузориями на разных участках тела. Уже при внимательном визуальном наблюдении удалось подметить, что большинство особей сильно вытянутых, с удлиненной ножкой, сосредоточено на плавниках. На коже преобладали особи несколько более укороченные. Наконец, на жабрах апиозомы в целом были мельче, чем на плавниках и коже, более короткие и приземистые, на короткой ножке. Изменялась и форма макронуклеуса — от конусовидно-заостренного у вытянутых форм до округлого, почти шаровидного у укороченных (рис. 4).

Визуальные наблюдения подтверждаются данными измерений. В табл. 2 приведены результаты промеров, производившихся через каждые 10 дней в течение лета 1971 г. на *A. piscicola*, взятых с сеголеток карпа (отдельно

с плавников, кожи, жабр). Для каждой пробы производилось 30 измерений. В табл. 2 приведены средние показатели, выведенные на основе суммарных данных за весь сезон. Видны четкие размерные различия в пропорциях тела и макронуклеуса *A. piscicola* с разных участков тела рыбы.

Т а б л и ц а 2

Размеры (в мк) *A. piscicola* в зависимости от места прикрепления на теле сеголеток карпа в рыбопитомнике «Яжелбицы» (средние данные за лето)

Место прикрепления	Длина	Ширина	Отношение длины к ширине	Длина	Ширина	Отношение длины к ширине
Плавники	84±0.14 (64.8—115.2)	28.3±0.07 (19.8—39.6)	2.94	24.0±0.05 (16.2—28.8)	13±0.03 (7.2—21.6)	1.9
Кожа	73.4±0.11 (61.2—100.8)	82.1±0.09 (18.0—41.4)	2.88	23.2±0.05 (16.8—30.2)	16.4±0.04 (8.3—20.5)	1.44
Жабры	56.2±0.1 (43.2—77.4)	25.1±0.05 (19.1—32.0)	2.24	13.2±0.03 (9.7—20.0)	12.1±0.01 (9.0—18.3)	1.06

Примечание. Цифры в скобках — средние данные из 500 измерений и размах вариаций.

Таким образом, на примере *A. piscicola* нам удалось подметить не только разницу в численности апиозом по отдельным участкам тела хозяина, но и связанную с этим определенную морфологическую изменчивость. При этом наиболее резко от обычных апиозом как по размерам, так и по общему облику отличаются апиозомы с жабр: они мельче, сильно укорочены и больше напоминают молодые недоразвитые особи, чем типичных взрослых.

По нашим предположениям, объяснение столь неравномерного распределения разных видов апиозом по телу хозяина следует искать в ходе процесса приспособления апиозом к обитанию на рыбах.

Апиозомы — группа филогенетически молодая. Она произошла от стебельчатых форм сидячих перитрих, о чем говорит открытый у них недавно Ломом рудимент стебля (Lom, 1970, 1973) и наблюдавшиеся нами атавистические случаи разрастания этого рудимента до настоящего стебля у *A. atoevae* (Банина, 1972, 1973). Основным фактором в их эволюции следует считать приспособление к обитанию на рыбах, самых быстрых и подвижных водных организмах. Такой образ жизни потребовал от апиозом высокой степени адаптированности. Процесс их адаптации к хозяину еще далеко не завершен. Первым и наиболее важным приспособлением была выработка специальной прикрепительной подошвы, способной прочно фиксировать апиозом на теле хозяина. Как показал Лом (1973), суть механизма этого прикрепления состоит в наличии системы специальных фибрилл, скрепляющих оболочку клетки хозяина с подошвой апиозомы, наподобие того, как это имеет место в тканях многоклеточных при наличии плазмодесм. Прикрепление настолько прочно, что при отрыве апиозом от тела рыбы очень часто особь отделяется вместе с сосочком эпителия, на котором она укреплена. Из этого можно сделать заключение, что степень сцепления подошвы апиозомы с покровом хозяина более прочна, чем между клетками покровных тканей рыбы. Однако прикрепление таким способом к поверхности тела хозяина возможно в основном на участках, покрытых мягкой эпителиальной тканью. Поэтому неудивительно, что в первую очередь апиозомы поражают плавники рыб. У большинства рыб тело во взрослом состоянии покрыто плотной чешуей, мало пригодной для поселения апиозом. Вероятно, в этом следует искать причину того, что большинство видов рыб во взрослом состоянии не заражаются апиозомами. Исключение составляют рыбы, лишенные чешуи, — колюшка, щиповка, налим и им подобные. У таких рыб апиозомы сохраняются на поверхности тела пожизненно. У прочих видов поверхность тела подвергается заражению апиозомами только в молодом возрасте, когда чешуйный покров еще нежен и чешуя не так крупна.

Поражение жабр, по нашим данным, происходит в последнюю очередь. Причиной этому может быть, с одной стороны, их укрытое положение, но еще более важным фактором является, вероятно, их роль как органов выделения. Выделение через жаберные лепестки продуктов распада создает специфическую среду в жаберной полости. Это требует от организмов, обитающих здесь, специальных физиологических приспособлений и может затруднять процесс проникновения в жаберную полость хозяина.

Высказанное предположение подтверждается тем фактом, что разные виды апиозом в разной степени способны поражать жабры рыб. Еще больше убеждает нас в этом тот факт, что один и тот же вид апиозом на разных хозяевах поражает жабры в разной степени. Так, если мы сравним поведение *A. amoebae* на трехиглой колюшке, являющейся для нее основным хозяином, с тем, как она ведет себя на окуне (где *A. amoebae* является дополнительным видом наряду с *A. campanulata* и *A. minimicronucleata*, более специфичными для окуня), то заметим, что *A. amoebae* на колюшке охотно и в большом количестве поселяются на жабрах, у окуня же встречаются здесь в минимальных количествах. Сравнив сказанное о поведении *A. amoebae* с тем, что было выше сказано об *A. carpelli*, можно прийти к заключению, что апиозомы легче поселяются на жабрах рыб, являющихся для них специфическими хозяевами, чем на рыбах других видов.

Закономерным завершением процесса постепенного освоения жабр как места обитания следует считать преимущественный переход на жабры в первую очередь узкоспецифичных к хозяину видов апиозом. Так ведет себя узкоспецифичный вид, хозяином которого является налим — *A. megamicronucleata*. Интересно, с одной стороны, что этот вид обнаруживает максимальную специфичность к хозяину среди всех остальных видов апиозом, с другой стороны, что в редких случаях, когда он встречается на других рыбах, то (например, на щуке) на жабрах не поселяется.

Наконец, отмеченное уменьшение размеров особей и отклонение от нормальной формы тела у *A. piscicola*, обитающей на жабрах карпа, наряду с немногочисленностью ее здесь по сравнению с другими участками тела прямо говорит о значительных трудностях, какие испытывают апиозомы при переходе к обитанию на жабрах.

Из сказанного выше можно заключить, что первоначальными местами поселения апиозом на теле рыбы были плавники и туловище, а проникновение в жаберную полость происходит постепенно и для ряда видов еще не завершено.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ АПИОЗОМ ПО ПЛАВНИКАМ РЫБ

В процессе наблюдений выяснилось, что различные типы плавников также заселяются апиозомами далеко не равномерно. Для уточнения этого вопроса произведены были подсчеты *A. piscicola* на плавниках молоди карпа в течение лета, а также трех видов апиозом (*A. campanulata*, *A. minimicronucleata* и *A. amoebae*) на плавниках годовиков окуня. Материалы этих наблюдений показаны на рис. 5 и 6. Думается, что причина различий в распределении апиозом по плавникам следует искать в экологических особенностях рыб, а именно в степени их подвижности. В целом ряде работ, касающихся перитрих на беспозвоночных животных, говорится о сильной зависимости в распределении последних от степени подвижности хозяев и характера движения (Keiser, 1921; Nenninger, 1948; Lust, 1950).

Обычно сидячие перитрихи заселяют наиболее защищенные места на теле хозяина, в наименьшей степени подвергающиеся давлению водных струй при движении (например, дыхательные конечности водных ракообразных, закрытые панцирем). Если поселяются на открытых местах, то выбирают участки тела, дающие возможность прочно прикрепиться (членистые, часто покрытые волосками плавательные конечности ракообразных или водных насекомых и т. д.).

Напрашивается прямая аналогия между приведенными фактами и распределением апиозом по плавникам рыб. Плавники различных типов выполняют различную роль в акте движения рыбы и обладают разной степенью подвижности. Основным двигателем является хвостовой плавник. Спинной и анальный выполняют роль своеобразных килей, помогающих рыбе удерживать нормальное положение при движении. Парные плавники, играющие роль балансиров и направляющих рулей при поворотах, во

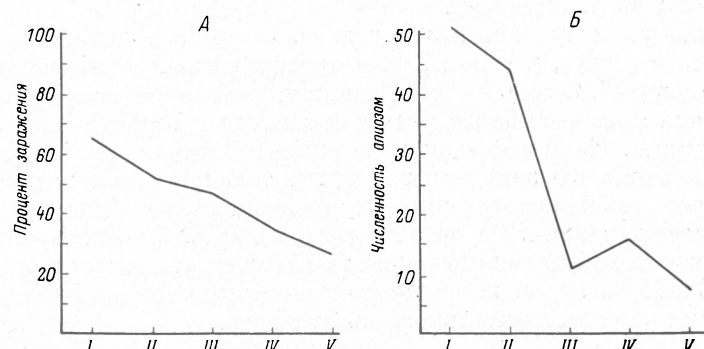


Рис. 5. Распределение *A. piscicola* по плавникам молоди карпа.

А — экстенсивность; Б — интенсивность. Плавники: I — грудные; II — брюшные; III — спинные; IV — хвостовые; V — анальные.

время стремительных движений рыбы оказываются часто прижатыми к туловищу и оттопыриваются от него в основном в состоянии покоя или при медленном движении с частым изменением направления.

Таким образом, парные плавники менее других подвержены давлению водных струй при поступательном движении рыбы. Более сильное давление оказывает вода на спинной и анальный плавники быстро движущейся

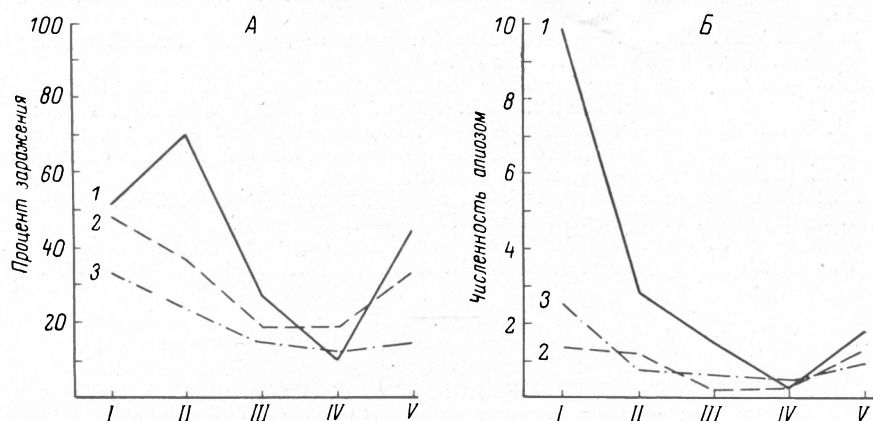


Рис. 6. Распределение трех видов апиозом по плавникам годовика окуня.

А — экстенсивность, Б — интенсивность. 1 — *A. amoebae*, 2 — *A. minimicronucleata*, 3 — *A. campanulata*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 5.

рыбы. Наконец максимальное давление испытывает хвостовой плавник. Распределение всех трех видов апиозом на теле окуня вполне согласуется с влиянием данного фактора: все три вида апиозом максимально поражают парные плавники, в меньшей степени анальный и спинной, слабее всего заражен хвостовой плавник. Бóльшее поражение анального плавника в сравнении со спинным у окуня может быть объяснено отчасти меньшим давлением воды на него, нежели на спинной, в связи с расположением первого на задне-нижней поверхности туловища. Кроме того, положение

сзади ануса увеличивает количество бактерий в воде, омывающей анальный плавник, что также имеет значение для поселения апиозом.

Иная картина наблюдается при распределении *A. piscicola* на плавниках карпа (рис. 6). Хотя и здесь парные плавники испытывают максимальное заражение, но разница в заражении далеко не так явственна, как у окуня. Из непарных плавников у карпа сильнее поражены спинной и хвостовой, при этом уровень их заражения примерно одинаков. Анальный плавник заражен слабее всех.

Отличия, существующие в распределении апиозом на непарных плавниках карпа и окуня, вызваны, по нашему мнению, различиями в экологии этих видов рыб. Окунь — рыба хищная, движется в воде быстро и стремительно, что вызывает более резкие различия в степени давления воды на его плавники. Карп в основном рыба бентосоядная, гораздо менее подвижен. Движения его замедлены и вялы, в связи с чем давление воды, испытываемое разными плавниками, распределяется более равномерно, что уменьшает и различия в заселенности их апиозомами. В связи с этим спинной и хвостовой плавники карпа заселяются апиозомами сильнее, чем у окуня. Слабость поражения апиозомами анального плавника карпа не находит пока удовлетворительного объяснения.

Л и т е р а т у р а

- Б а н и н а Н. Н. и И с а к о в Л. С. 1972. Опыт экологического анализа паразитофауны колюшек. Изв. ГосНИОРХ, 80 : 89—114.
- Б а н и н а Н. Н. 1973. Эктопаразитические инфузории колюшек Невской дельты. Паразитол., 7 (3) : 220—226.
- К у л е м и н а И. В. 1969. Возрастные изменения паразитофауны некоторых рыб озера Селигер. В сб.: Эколого-паразитологические исследования рыб оз. Селигер, Л. : 87—137.
- Л ю б а р с к а я О. Д. 1968. Динамика паразитофауны молоди рыб. В сб.: Вопросы паразитологии, Казань: 49—99.
- Ю н ч и с О. Н. 1972а. Формирование паразитофауны плотвы, уклей и язя озера Врево в первый год жизни. Изв. ГосНИОРХ, 80 : 26—74.
- Ю н ч и с О. Н. 1972б. Влияние погодных условий разных лет на зараженность молоди плотвы озера Врево отдельными паразитами. Изв. ГосНИОРХ, 80 : 75—88.
- K e i s e r A. 1921. Die Sessilen peritrichen Infusorien und Suctorien von Basel und Umgebung. Rev. Suisse Zool., 28 : 221—341.
- L o m J. 1970. Attachment structure in ectoparasitic protozoa of fishes and their possible relation to the pathogenicity. Proc. intern. congr. of parasitology, 1 (1) : 720.
- L o m J. 1973. The mode of attachment and relation to the host in *Apiosoma piscicola* Blanchard and *Epysitilis lwoffii* Faure—Fremiet, ectocommensals of freshwater fish. Folia parasitologica, 20 : 105—112.
- L u s t S. 1950. Symphorionte Peritrichen auf Käfern und Wanzen. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Ökol. u. Geogr. d. Tiere, 79 (3—4) : 353—436.
- N e n n i n g e r U. 1948. Die Peritrichen der Umgebung von Erlangen mit besonderer Berücksichtigung ihrer Wirtsspezifität. Zool. Jahrb., 77 (3—4) : 169—265.

THE DISTRIBUTION OF APIOSOMAE OVER THE BODY OF FISHES IN THE LIGHT OF HOST-PARASITE RELATIONSHIP

N. N. Banina

S U M M A R Y

The paper deals with the distribution of apiosomae over the body of fishes. The microecological condition (inhabitation on the skin, fins and gills) are analysed. Quantitative regularities are revealed in the distribution of apiosomae which are associated with differences in the inhabitation conditions on various parts of the host's body and the character of morphological variability resulting from these differences. It was established that the fins, especially the paired ones, and the surface of the body are most favourable for apiosomae. The gills have the least invasion density.